3 S 21 407 E

# NACHRICHTENBLATT

der Bayerischen Entomologen

Herausgegeben von der Münchner Entomologischen Gesellschaft
Schriftleitung: Dr. Franz Bachmaier, 8 München 19,
Schloß Nymphenburg Nordflügel (Eingang Maria-Ward-Straße)
Postscheckkonto der Münchner Entomolog. Gesellschaft: München Nr. 315 69
Der Bezugspreis ist im Mitgliedsbeitrag enthalten

15. Jahrgang | 15. Februar 1966 | Nr. 1/2

(Aus der Limnologischen Station Niederrhein in der Max-Planck-Gesellschaft in Krefeld-Hülserberg)

## Zur funktionellen Bedeutung der Caudallamellen der Zygopteren-Larven (Odonata) auf Grund ihrer Autoradiographierung

Von **Paul Münchberg**[1])

(Mit 6 Abbildungen)

Die frühere Auffassung, daß es sich bei den am Körperende der Zygopteren-Larven in Dreizahl ausgebildeten Lamellae branchiales in erster Linie um Fortbewegungs- oder Ruderorgane handelt, findet sich trotz einer recht eingehenden Untersuchung ihrer anatomischen und morphologischen Verhältnisse bei Gericke (1919, 169) vertreten. Sie ist kritiklos von Naumann (1951, 56) übernommen worden. In neuerer Zeit hat sich aber im aus- und inländischen Schrifttum (Harnisch 1958 a+b; Zahner 1959; Wigglesworth 1959, 372; Münchberg 1962, 243; Corbet 1962, 49) die Ansicht durchgesetzt, daß den Analblättern der Zygopteren-Larven eine hohe respirationsphysiologische Bedeutung zukommt. Daran ändert auch nichts die Erfahrungstatsache, daß die bei Resektion oder Autotomie der Caudallamellen eintretende Abnahme der Atmungsintensität anderweitig weitgehend kompensiert werden kann. Es darf nämlich heute als erwiesen gelten, daß bei den Schlankjungfer-Nymphen der $O_2$-Bedarf auf verschiedene Weise, einmal durch die gesamte Körperoberfläche, also kutan, dann auch bei den *Agrion*-Larven (syn. *Calopteryx)* durch die im Enddarm vorhandenen Rektalkiemen — Gericke spricht den im Enddarm der *Coenagrion*- und *Lestes*-Larven ausgebildeten Rektalwülsten die gleiche Bedeutung zu —, also rektal, und schließlich durch die Caudallamellen gedeckt werden kann. Die Analblätter stellen also in erster Linie Tracheenkiemen oder Pseudobranchien dar, für welche der Verfasser die Bezeichnung akzessorische Respirationsorgane in Vorschlag gebracht hat. Es ist hier nicht der Ort, auf meine experimentellen Ergebnisbefunde näher einzugehen. Es sei aber kurz mitgeteilt,

[1]) Die Untersuchungen wurden durch eine finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

daß ich auf Grund sehr umfangreicher respiratorischer Messungen versucht habe, den auf die Körperoberfläche entfallenen Anteil des $O_2$-Bedarfes gegenüber der von den Analblättern aufgenommenen Quote prozentual abzugrenzen. Allerdings fehlten bei meinen Untersuchungen die rheophil lebenden *Agrion-(Calopteryx-)*Larven. Doch verdanken wir über die respirationsphysiologische Bedeutung der bei diesen Zygopteren-Nymphen nicht blattartig, sondern stilett- oder dornartig beschaffenen Caudallamellen nähere Angaben Harnisch (1958 b) und Zahner (1959).

Mit der Herauskehrung dieser kaudalen dünnwandigen, blattartigen Ausstülpungen der Körperdecke als akzessorische Respirationsorgane wird einerseits deren gleichzeitige lokomotorische Bedeutung keineswegs in Abrede gestellt, noch andererseits nachdrücklich zum Ausdruck gebracht, daß bei den Schlankjungfer-Larven ihr $O_2$-Bedürfnis sowohl diffus als auch lokalisiert durch die schon genannten Einrichtungen des Enddarmes und am Körperende gedeckt werden kann.

Sowohl bei dem kutan als auch rektal und schließlich pseudobranchial aufgenommenen Sauerstoff spielen Diffusionsvorgänge die Hauptrolle, welche durch den unterschiedlichen Partialdruck des $O_2$ und $CO_2$ einerseits in den Körpermedien und andererseits in dem die Respirationseinrichtungen umspülenden Wasser ausgelöst werden. Wenn auch grundsätzlich bei allen Odonaten-Larven der korporelle Gasaustausch durch den Mechanismus eines geschlossenen Tracheensystems bewerkstelligt wird, so ist für den Übertritt des Sauerstoffes aus dem Wasser als Außenmedium in das tracheale Röhrensystem die Imprägnierung aller diesbezüglichen Einrichtungen der Nymphen mit Körperflüssigkeit die Voraussetzung. Mir will scheinen, daß trotz des feinst im Körperintegument als auch in den Anallamellen sich verzweigenden Tracheensystems sowohl bei der Aufnahme resp. dem Übertritt des Sauerstoffs in dieses „Verteilersystem" als auch bei dessen Ausbreitung im Organismus der Hämolymphe oder den sich aus derselben bildenden Diffusaten eine Mittlerrolle nicht abzusprechen ist.

Wenn durch die respiratorischen Messungen von Harnisch, Zahner und von dem Verfasser die respirationsphysiologische Aufgabe der Caudallamellen sowohl qualitativ als auch quantitativ untermauert werden konnte, so soll dies hier nochmals durch die Demonstration der Durchblutungsverhältnisse der Caudallamellen und in einem Falle auch des Körpers mit Hilfe des autoradiographischen Verfahrens versucht werden.

Über die Durchblutung der Analblätter verdanken wir nähere Angaben Gericke. Nach diesem Autor breitet sich zwischen der Schicht von Hypodermiszellen und den in den Pseudobranchien verlaufenden Gefäßen und Tracheenstämmen ein weitmaschiges alveoläres Gewebe aus, in dem sich leicht bei Tieren unmittelbar vor der Häutung Körperflüssigkeit nachweisen läßt. Die Zunahme des Druckes der letzteren muß wohl mit der Ablösung resp. Abstoßung der alten Larvenhaut in Verbindung stehen bzw. gebracht werden. In jeder Anallamelle (Gericke l. c., 165) lassen sich bei mikroskopischer Betrachtung zwei große Gefäße ausmachen, in denen sich sogar bei starker Vergrößerung die sich langsam bewegenden Hämocyten wahrnehmen lassen. Im dorsalen Gefäß tritt das Blut aus dem Körper in das Schwanzblatt, um sich im ventralen in umgekehrter Richtung zu bewegen. „Zwischen den die Körperflüssigkeit enthaltenden

‚Schläuchen' einerseits und den in keinem Schwanzblatt fehlenden und sich kapillar auflösenden Tracheenstämmen andererseits sind lakunäre Räume ausgebildet" (Münchberg 1962, 266). So gewiß es ist, daß durch die in die Pseudobranchien eintretende Hämolymphe sowohl Ersatz- als auch Baustoffe herangeschafft werden, so darf es als feststehend erachtet werden, daß auch die in das pseudobranchiale Röhrensystem gedrungene Luft in die Körperflüssigkeit diffundieren und durch diese im Körper zur Verteilung gelangen kann. Ich betrachte daher die Sichtbarmachung der Durchblutungsverhältnisse der Caudallamellen und des Körperinteguments mit Hilfe eines ‚Tracer' als ein optisches Beweismittel für deren respiratorische Bedeutung.

Was nun die Autoradiographierung der Tracheenkiemen anbelangt, so weisen unter den branchipneustischen Insekten-Larven die Analblätter der Zygopteren-Nymphen trotz ihrer individuell nicht unerheblichen unterschiedlichen Ausbildung noch die größten Dimensionen auf. Doch sind lebende Gebilde von ca. 5—11 mm Länge und 1,5—2,5 mm Breite z. B. gegenüber den Flugwerkzeugen der Odonaten als relativ kleine Objekte zu betrachten. Ich habe z. B. in diesem Zusammenhang die Durchblutung der noch kleineren und vielfach nur fadenförmigen Tracheenkiemen von Ephemeriden-, Plecopteren-, Neuropteren- und Trichopteren-Larven nach dem gleichen Verfahren vergeblich bildlich zu verdeutlichen versucht.

Gegenüber dem Radioindikator $^{32}P$ in $Na_2HPO_4$ weist $^{35}S$ in $Na_2SO_4$ eine weit geringere Maximalenergie — sie beträgt nur 0,167 MeV (Getoff 1962, 11) — und entsprechend eine weit längere Halbwertszeit (87,1 d) auf. Die nach der „Ersten Strahlungsschutzverordnung" vom 24. 6. 1960 ohne eine behördliche Erlaubnis täglich beziehbare Aktivität von 10 Microcurie bezog ich in 0,2 ml Lösung. Wie bei meinen früheren Untersuchungen der Durchblutung des Libellenflügels (1963 b, 383; 1964, 635) bediente ich mich bei den Injektionen einer Mikropräzidenzspritze, deren Eichraum von 0,1 ml durch 20 Striche unterteilt war, so daß auf einen Skalenstrich 0,005 ml Tracerlösung entfallen. Mit diesem Instrument läßt sich vorzüglich die Injizierflüssigkeit dosieren und auch ermitteln. Die Injektionen nahm ich bei den Zygopteren-Nymphen, welche das Häutungswachstum abgeschlossen hatten und ohne die Caudallamellen eine Länge von 12—22 mm aufwiesen, lateral am Thorax vor. Gegenüber den imaginalen Zygopteren ließen sich bei deren Nymphen nur etwa 0,005 bis 0,0075 ml in die betreffende Körperregion „drücken". Selbst dabei war der Widerstand des ‚Spritzkölbchens' zu spüren. Versuchte ich z. B. das doppelte Quantum bei den größeren *Agrion*-Larven zu applizieren, so trat beim Herausziehen der Nadel aus dem Körper des Versuchstieres die unter Druck stehende Tracerlösung regelmäßig aus der Nadelöffnung. Die Nymphen zeigten bei dem Zurückbringen in eine mit Wasser gefüllte Schale durch Seiten- und Rücklage bzw. durch völlige Unbeweglichkeit Lähmungs- und Vergiftungserscheinungen, welche jedoch nach wenigen Minuten abklangen. Meist nach etwa 30 Minuten war in dem Verhalten der behandelten und zur Kontrolle völlig intakt gelassenen Schlankjungfer-Larven hinsichtlich ihrer Agilität kein Unterschied mehr zu erkennen. Bei den besprochenen Manipulationen kam es nie zu einer Autotomie der Caudallamellen. Zwecks Verteilung der radioaktiven Glaubersalzlösung im Körper wurden die Nymphen bis zu ihrer Abtötung noch 3—4 Stunden in dem kleinen Aquarium belassen. Dann wurden ihnen nach Abtötung die Analblätter abgenommen. Bei meinen früheren nega-

tiv verlaufenen Untersuchungen bettete ich zwischen Deckgläschen die Tracheenkiemen in Polyvinyllactophenol ein. Ich arbeitete damals mit dem harten Strahler $^{32}P$ in $Na_2HPO_4$. Es zeigte sich aber dabei, daß von dem Einbettungsmittel die Elektronen restlos absorbiert wurden. Diesmal wurden die Caudallamellen zwischen einer nur 0,05 mm dicken Acetatfolie mittels in Aceton verdünnter Uhulösung „montiert". Die von mir gewählten Expositionszeiten sind jeweils bei den erzielten „autoradiographischen Aufnahmen" angegeben. Ich hätte dieselben bei dem schwachen Strahler $^{35}S$ noch um einige Wochen bedenkenlos überschreiten können.



Abb. 1: Das Negativ einer Autoradiographie der Anallamellen von 2 Nymphen von *Lestes barbarus* (Fabr.) (es fehlt jeweils die mediane Caudallamelle). L. (= Länge) 8,5—9 mm; Br. (= Breite) 2—2,2 mm. Expositionszeit 53 Tage.





Abb. 2: Das Negativ einer Autoradiographie der Caudallamellen von zwei Larven von *Lestes virens* (Charp.) (der rechte Satz unvollständig). L. = 8—9 mm; Br. = 2—2,2 mm. Expositionszeit 53 Tage.

Abb. 3: Das Negativ einer Autoradiographie der Anallamellen von *Lestes sponsa* (Hansemann) (links ein Satz, dessen Medianlamelle von den seitlichen Blättern verdeckt ist, und rechts eine einzelne Anallamelle). L. = 8—8,5 mm; Br. = 1 mm. Expositionszeit 53 Tage.

Auf den Abbildungen 1—3 sind deutlich die großen Blutgefäße, welche in die Caudallamellen ein- und austreten, zu erkennen, während dieselben in den stilett- oder dornartigen Schwanzstacheln von *Agrion splendens* (Harris) (Abb. 6) trotz Vergrößerung kaum auszumachen sind. Bei der engen Lage der beiden Blutgefäße fallen natürlich die von ihnen ausgelösten Strahlungszonen zusammen bzw. ist es durch den Zusammenfall der Strahlungseinwirkungen wohl zu deren Summation gekommen. Die Blutgefäße scheinen auf den in die Anallamellen eintretenden zentralen Tracheenstamm beschränkt zu sein, der sich nach beiden Seiten reichlichst verzweigt und sich lateral in die feinsten Tracheenäste auflöst. Daß aber aus dem zentralen Gefäß Stoffe in die lamellaren Zwischenräume diffundieren, wird durch die an diesen Stellen auftretenden Strahlungen bestätigt. Sie beweist eindeutig, daß zwischen den lakunären Räumen der

Caudallamellen einerseits und den in letzteren verlaufenden Gefäßen andererseits ein Stoffaustausch existiert. Bezüglich des Gasaustausches zwischen dem die Analblätter benetzenden Wasser und dem von durchfeuchteten und permeablen Häuten umschlossenen Abschnitten des Tracheensystems liegen wohl die Verhältnisse ähnlich. Meines Erachtens kann schwerlich in Frage gestellt werden, daß aus dem das oder die zentralen Blutgefäße in dem Tracheenstamm umgebenden Luftmantel auch Sauerstoff in die Hämolymphe übertreten und durch diese im Körper zur Verteilung gebracht werden kann.





Abb. 4: Das Negativ einer Autoradiographie der Caudallamellen von einer Larve von *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (das mediane Blatt fehlt). L. = 5 mm; Br. = 1,5 mm.

Abb. 5: Das Negativ einer Autoradiographie des Körpers von einer Larve von *Agrion splendens* (Harris) ohne die Tracheenkiemen. L. = ca. 22 mm.



Abb. 6: Das Negativ einer Autoradiographie der stilettartigen Tracheenkiemen von einer Larve von *Agrion splendens* (Harris). L. = 10 mm; Br. = etwa 2 mm (2fach vergrößert).

Merkwürdig ist, daß auf den Autoradiographien der Anallamellen der einen *L. barbarus* (Fabr.)-Nymphe (in Abb. 1 links) und bei den beiden Lamellensätzen der Larven von *L. virens* (Charp.) (Abb. 2) durch Strahlungsunterschiede die dunkle Querbänderung der Tracheenkiemen wahrzunehmen ist, welche als charakteristisch für *Lestes*-Larven anzusehen ist. Sie erscheinen natürlich auf den als Negative reproduzierten „Aufnahmen“ hell. Diese sich durch eine stärkere Strahlungseinwirkung ankündenden Querbänder sind sicherlich durch Pigmente ausgelöst. Die von *L. barbarus* (Fabr.) in Abb. 1 rechts und von *L. sponsa* (Hansem.) in Abb. 3 autoradiographierten Anallamel-

len, welche die helle Querbänderung vermissen lassen, wiesen nach meinen Aufzeichnungen bei den lebenden Nymphen nur eine ganz schwache Querzeichnung auf. Die an diesen Stellen der Caudallamellen ausgelösten Aufhellungszonen sprechen eindeutig dafür, daß es dort mit den aus der Hämolymphe niedergeschlagenen Pigmenten zu einer Anreicherung des radioaktiven Nuklids gekommen ist.

Das in Abb. 5 reproduzierte Negativ einer Autoradiographie des schwanzblattlosen Körpers von *Agrion splendes* (Harris) verdeutlicht besonders schön, daß von allen Körperabschnitten eine intensive Strahlung ausgeht. Sie beweist eindeutig, daß die injizierte winzige Tracermenge innerhalb weniger Stunden über den gesamten Organismus gleichmäßig verteilt worden ist.

**Literaturverzeichnis**


Buck, J.: Some Physical Aspects of Insect Respiration. — Annual Review of Entomology 7 (1962), 27—56.

Corbet, Ph. S.: A Biology of Dragonflies. London 1962 (247 S.).

Gericke, H.: Atmung der Libellen-Larven, mit besonderer Berücksichtigung der Zygopteren-Larven. — Zool. Jahrb. (Allgem. Zool.) 36 (1919), 157—199.

Harnisch, O.: Untersuchungen an den Analkiemen der Larve von Agrion. — Biol. Zentralblatt 77 (1958 a), 300—310.

— — : Untersuchungen zur Atmungsphysiologie der Larve von Calopteryx (Odonata). — Zool. Anz. 161 (1958 b), 291—298.

Koch, H.: Aandeel van bepaalde organen aan de zuurstofopname door het gesloten tracheensysteem, bij de larven der Odonata Zygoptera. — Naturwetenschappelijk Tijdschrift 16 (1934), 75—80.

Münchberg, P.: Vergleichende Untersuchungen über die Atmungsintensität der Zygopteren-Larven, zugleich ein experimenteller Beitrag zur funktionellen Bedeutung ihrer Analblätter. — Beiträge zur Entomologie. 12 (1962), 243—270.

— — : Zur jodometrischen Bestimmung des von amphipneustischen Insekten-Larven respiratorisch benötigten Sauerstoffs nach dem Verfahren von Winkler-Ohle. — Naturwissenschaften 50 (1963 a), 378 bis 379.

— — : Zur Durchblutung der Libellenflügel und ihrer Eignung als Substrat von parasitischen Arrenurus-Larven (Acari, Hydrachnellae) und parasitären Heleiden (Diptera, Nematocera). — Zeitschrift f. Parasitenkunde 22 (1963 b), 375—388.

— — : Zur Demonstration der Durchblutungsverhältnisse der Libellenflügel durch Injektionen von Lösungen von $Na_2{}^{35}SO_4$ und $Na_2H^{32}PO_4$. Zeitschrift für Naturforschung 19 b (1964), 634—640.

Weber, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933 (726 S.)

— — : Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart 1954 (428 S.)

Wigglesworth, V. B.: The Principles of Insect Physiology. London 1953; deutsche Übersetzung von M. Lüscher, Basel 1959 (823 S.)

Zahner, R.: Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. — Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. 44 (1959), 51—130.



Anschrift des Verfassers:

Dr. Paul Münchberg, 477 Soest/W., Windmühlenweg 93.